

植物抗病机制及其
微生物和代谢的调节

(美国库茨教授学术报告整理稿)

山东农业大学植物病理教研室

一九八五年

5432.2

8

前

言

美国肯塔基大学农学院植物病理学系库茨 (J. Kuc) 教授于一九八四年九、十月间应邀来我校讲授植物免疫学。我们已将他的讲学内容整理编印出版。

负责整理的有方字澄、周凯南、吴洵耻、夏俊强、吕世恩。另外，参加植物免疫学讲习班的兄弟院校和有关部门的同志也曾作了部分整理工作 (参加整理者的名单附后)。

由于时间匆忙，水平所限，整理的讲稿可能有内容上的遗漏和文字上的错误，请读者批评指正。

编 者

1984年12月

附：参加部分整理者名单（按讲次排列）

刘安国	康振生	袁振五	王彰明	刘经芬
穆永顺	张建平	方芳	张世光	肖建国
杨翠云	陆雅馨	夏景玉	钱俊	樊慕贞
王立新	张学博	罗宽	陈熙	高卫东
王式一	彭钢	王昕	王子权	骆桂芬
徐作珽	潘申权	华晓明	王定江	

目 录

前 言

第一讲	抗病机制概述.....	1
第二讲	侵染和发病的物理的和化学的障碍物.....	10
第二讲	创伤反应.....	20
第四讲	植物保卫素.....	22
第五讲	植物保卫素的生物合成.....	33
第六讲	植物保卫素积累的调节.....	42
第七讲	植物免疫作用(一).....	49
第八讲	植物免疫作用(二).....	53
第九讲	植物免疫作用(三).....	77
第十讲	植物免疫作用(四).....	86
第十一讲	摘要与总结.....	99

第一讲 抗病机制概述

生物可分为两大类群。即自养生物和异养生物。

自养生物具有以下四个特点：(1) 从外部获得能量，将无机的 CO_2 还原成有机化合物；(2) 可利用无机氮，包括硝态氮 (NO_3^-) 和铵态氮 (NH_4^+)；(3) 生命过程中仍需要某些矿物质营养；(4) 可以合成自身所必需的维生素类和生长物质。

自养生物又可分为两类：

(1) 化能自养型：它们氧化简单的无机物获得能量，将 CO_2 还原成有机物，如 $\text{Fe}^{2+} \xrightarrow{-e} \text{Fe}^{3+} + \text{能量}$ ，一旦发生氧化作用，就有能量放出。亚硝酸细菌可将 NH_4^+ 氧化成 NO_2^- ，而硝酸细菌可把亚硝酸 (NO_2^-) 氧化为硝酸 (NO_3^-)。两种细菌在氧化过程中均获得能量。

(2) 光能自养型：它们是从太阳光获得能量来进行光合作用，利用光能将 CO_2 和 H_2O 还原成有机化合物，并放出 O_2 。绿色植物属于这一类。

异养生物具以下四个特点：(1) 利用还原态的碳素，即含碳的有机化合物作为能源；(2) 它们也可利用还原态氮，包括氨基酸和蛋白质。如：人和动物需要还原态氮素养分。但是有一些异养型的微生物则可利用铵态氮 (NH_4^+) 和硝态氮 (NO_3^-)；(3) 同样地需要矿物质盐类；(4) 它们只能合成某些维生素或生长物质。所以异养生物依赖于自养生物。自养生物把 CO_2 还原，将能量贮存于有机物中，还原氮素，合成生命必需的维生素，为异养生物提供能量和生长物质。

同样，异养生物也可分为两类：腐生型和寄生型。腐生型生物以死亡的有机物作为营养。寄生型生物又可分成专性寄生型和兼性寄生

型。专性寄生型类群专门在活的有机体（动物、植物）上寄生，在实验室中除极少数外，大都不能进行人工培养。兼性寄生型可在活的有机体上寄生，也可在死亡的有机体上存活，能够进行人工培养。腐生型的生物和化能自养型生物并不引起病害；光能自养型的生物，除极少数外也都不能引起病害。只有寄生型生物才能引起病害，其中包括专性寄生和兼性寄生。

在异养型生物中，还有另外一个小的类群称为共生性。共生体一般指两种生物在一起生存，互相有利。严格说来，这不是一种病害，如地衣、根瘤菌。

一、非寄主和寄主的抗性

寄主植物 (Host plant) ——即某种有机体在某种植物上寄生获取养分，并对其造成病害，这种植物称之为寄主植物。

非寄主植物 (Non-host plant) ——有机体不能对其寄生并造成病害的植物。

例如：马铃薯是马铃薯晚疫病菌 (*Phytophthora infestans*) 的寄主植物；而黄瓜则是黄瓜炭疽病菌 (*Colletotrichum Lagenerium*) 的寄主植物。与此相反，马铃薯是黄瓜炭疽病菌的非寄生植物；黄瓜是马铃薯晚疫病菌的非寄主植物。

在寄主和病菌之间存在着一定的专化性 (Specificity)，如马铃薯晚疫病菌可感染马铃薯，黄瓜炭疽病菌可感染黄瓜，玉米圆斑病菌 (*Helminthosporium Carbonum*) 可感染玉米。在一块地中，当马铃薯感染晚疫病菌后四周的玉米或黄瓜并不感染，明显表现出病菌不同属或同一属内不同种以及不同专化型和小种对寄主植物

均有不同的专化性。

(1) 种间专化性

Colletotrichum lagenarium，引起黄瓜炭疽病。

Colletotrichum lindemuthianum，引起芸豆炭疽病。

这里表现出同属不同种的病菌在不同寄主上引起病害。

(2) 专化型间专化性：如果同一病原菌内存在着不同专化型，它们对寄主有不同专化性。

如 *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* 引起黄瓜枯萎病。

Fusarium oxysporum f. sp. *melonis* 引起甜瓜枯萎病

Fusarium oxysporum f. sp. *lycopersici* 引起蕃茄枯萎病。

以上3种是病菌的属和种完全一样，但是专化型不一样，则寄主植物也不同。

(3) 小种间专化性

芸豆炭疽病菌 (*Colletotrichum lindemuthianum*) 具有不同的生理小种，如 α 小种、 β 小种和 γ 小种。不同的小种仅能使一定的芸豆品种感病。同样地，在马铃薯晚疫病病菌中也存在不同的生理小种，有的小种可使某些品种感病，有的小种可使另一些品种感病。有的芸豆品种则对所有小种均表现抗病。

某一病菌生理小种不能感染某些品种，那么应当考虑到，在这一品种中一定有某些抗性因素存在。芸豆虽然是芸豆炭疽病菌 (*C. lindemuthianum*) 的寄主，但在芸豆的某些品中一定存在着某

些抗病因素。否则这这些品种不可能对一些小种是抗病的。将马铃薯品种 Rennel 的薯块接种晚疫病菌 (*Phytophthora infestans*) 的 1、2 号小种，72 小时内病菌侵入，在组织内生长，但尚未表现症状；4—5 天后组织开始腐烂。以水处理的对照无症状反应。而同一品种接种小种 4 号，4 小时后则表现出过敏性反应 (*Hypersensitivity*)，仅表面少数细胞被破坏。这种不能使马铃薯发病，而引起寄主过敏性反应的小种叫非亲和性小种。能引起品种感病的小种为亲和性小种。用玉米圆斑病菌 (*Helminthosporium Carbonum*)、黄瓜炭疽病菌 (*Colletotrichum lagenarium*) 分别接种马铃薯薯块后，同样可迅速引起相同的过敏性反应。若用某些腐生性病菌接种薯块，则看不出任何类似的过敏性反应。

抗性的因素存在于所有的品种中，在不同的小种——品种组合中，有的小种可使寄主表现出抗性，而有的小种则压抑了寄主抗病性的表现。

二、代谢抗性的经济意义

植物的抗性可分为两种情况：经济意义上的抗性和代谢意义上的抗性。两种抗性的意义是不同的。

一棵苹果树，如不喷施药剂，所结的苹果既小又长满病斑，但实际上仍是苹果。落到地上，种子仍可长出苹果树苗，繁衍后代。在生存的意义讲，它是具有抗性的。因为它并没有死掉。但是从经济意义上讲由于苹果长满病斑就不能出售，就不具经济意义上的抗性。

在进化过程中，所有生物有机体 (包括动、植物) 都有一些不同类型的抗性因子，使它们能够抵抗周围的环境。如果早先的情况不是

如此的话，如今地球上就不会有如此多的有机体。但也有少数有机体是例外，它们在长期进化过程中，由于不适应于变化了的环境条件而灭亡了。同样地，一个有机体转移到一个新的环境中，可能会趋于死亡，植物也是如此。

总的来说，所有生物具有抵抗环境中所有侵染源的遗传信息。以上仅是从生物生存的观点出发，但从现代农业生产的观点来看，则是不够的。人们希望作物优质高产。现代农业是以种植大面积单一品种为基础的。所以有必要把植物的抗性从代谢水平提高到经济意义的高度上去。经济意义的抗性包括了代谢上的抗性，但是，代谢抗性在某些情况下达不到经济上的抗性。

三、组织的分化和老化产生的抗性

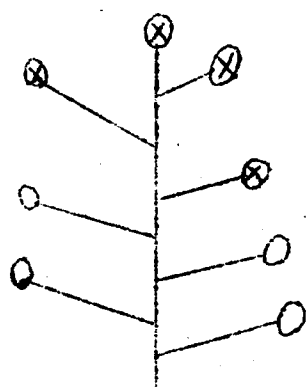


图1. 苹果苗示意图

○ — 抗病
⊗ — 感病

一个苹果枝条接种苹果黑星病菌 (*Venturia inaequalis*) 后，枝条上部幼嫩的4个叶片发病，少数情况下第五片叶也发病；而下部老化的叶片则表现免疫图1。但是上部叶片和下部叶片的细胞中具有同样的遗传性。显然，下部免疫的叶片的抗性遗传信息表达出来了，而上部叶片的抗性遗传信息没有表达出来。从经济意义上讲，这

是一个感病品种。随枝条的生长，许多新叶都可能被病菌侵染而表现感病，从而使整株死亡。但这株树上有许多叶片是抗病的。如果要问苹果树抗病与否，应指出是哪一部分组织。这表明抗病性和感病性都不是绝对的。世界上并不是所有的生物都是抗病的，同样也不是所有生物都是感病的。在自然界，生物的抗病性呈连续性：从免疫——高抗——→中抗——→中感——→高度感病。同样在一棵苹果树上既有感病叶片，也有抗病叶片。

另一种苹果病害即苹果黑腐病 (*Physalospora Obtusa*)，在美国是以6月末为转折点，在此之前两周接种，苹果表现免疫，两周后接种苹果即表现感病。

用茄苗猝倒病 (*Pythium aphanidermatum*) 接种黄瓜，或从黄瓜苗的生长点取一小块组织放入病原菌的提取液中，其中含有果胶酶、纤维素酶、蛋白酶，几分钟就分解为小块。一小时后，组织解体。然而从生长点下1厘米处所取的组织，放入上述同样的提取液中，在24小时后，组织仍然是完整无变化〔图2〕。

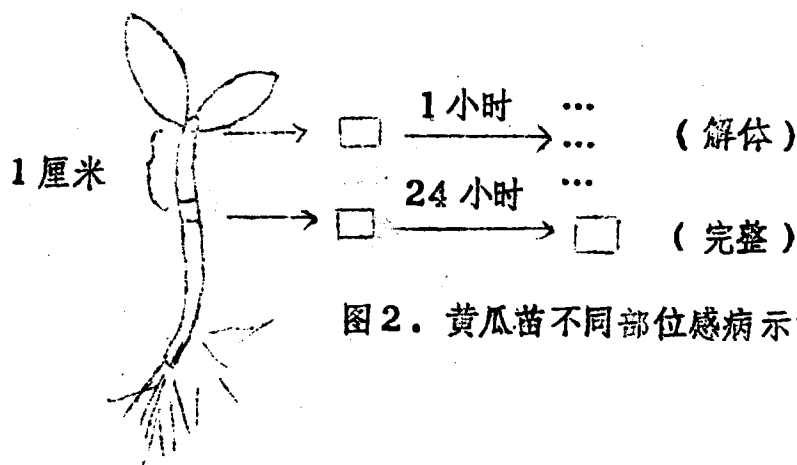


图2. 黄瓜苗不同部位感病示意图

显然，生长点的组织表现高感，而下部的组织表现高抗，仅相差1厘米，变化就如此之大。

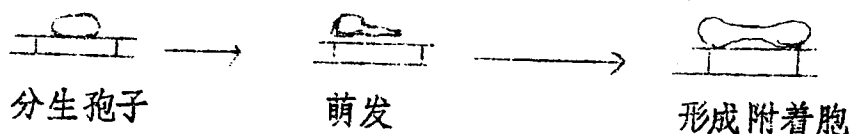
芸豆品种 Dark Red Kidney 的幼苗，用菜豆炭疽病 (*Colletotrichum lindemuthianum*) 的 β 小种和 γ 小种的孢子悬浮液喷雾接种茎秆。这两个小种都可严重侵染茎部，但是愈接近根部，其病斑愈少，而幼根则完全免疫。从经济意义上讲，该芸豆品种是感病的，但是，整个植株都具抗性基因，在茎部未能表现出来，而在根部则表现了抗性。显然，要判断植物是抗病还是感病，应对植物进行全面的分析。

四、抗性的普遍性

在自然界，所有生物均具有抵抗不良因素的遗传特性。抗病性是普遍的现象，而感病性是少有的现象。但感病性在经济上具有重要意义。

五、侵染过程

一种病原体必须侵入寄主体内，才能致病。侵入植物体有4种途径：(1) 穿过角质层而直接侵入；(2) 经植物的自然孔口，如气孔、水孔、皮孔进入植物；(3) 伤口侵入；(4) 通过媒介如昆虫等带入体内。病原菌侵入植物体的途径往往是具专化性的，象白粉菌 (*Powdery mildews*) 只能经角质层直接侵入，而不能经气孔侵入；小麦秆锈菌 (*Puccinia graminis* f. *tritici*) 仅能从气孔侵入。细菌可由自然孔口侵入，而病毒仅能由微伤口或昆虫媒介才能有效地侵入。



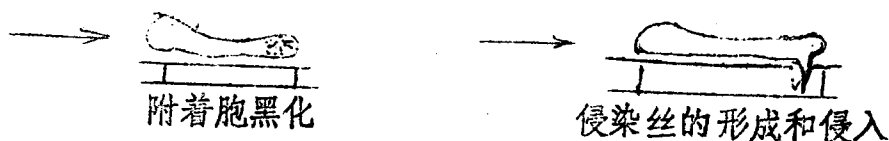


图3、孢子侵入过程示意图

有的病菌是经气孔侵入。一般来讲，植物气孔大多位于叶片的背面，因而在接种时应考虑到这一点，否则，会使接种失败。

孢子萌发后，形成的附着胞，必须经一段时间的老化才开始侵入。例如有的附着胞具有变黑过程，即黑化作用 (melanization)。在叶片上，有许多环节都可阻止孢子的萌发和侵入。如利用某些因素，阻止孢子的萌发，或抑制侵染丝的形成，或不能穿过角质层，或抑制附着胞的形成，这样都可避免引起植物发病。

植物叶表结构对病菌的萌发侵入过程起着重要的作用，如在叶面，可能有刚毛、蜡质等阻碍物。病菌在叶面需找到一个适合的环境才能侵入组织。利用一定手段人为地调整叶片上的环境条件，可阻止病菌的入侵。对于经气孔入侵的病害，可通过阻止气孔的开放，以免受病菌的入侵。如对锈菌等经气孔入侵的病菌，利用抗干燥剂，可使植物气孔关闭。一方面可减少水份的损失，另一方面阻止病原菌侵入，具有防病的作用。常见的抗干燥剂有 α -羟基丁二酸 (α -hydroxy Succimate) 和 α -羟基癸烷磺酸 (α -hydrodecane-Sulfonic acid)。

有的化学药剂，可阻止附着胞的老化过程 (黑化作用)，从而阻止了侵染丝的形成。如用 Tricyclazole 处理后，孢子可萌发，并且产生附着胞，但不能使附着胞变黑和形成侵染丝，或者形成的侵

染丝较短，也不能穿过角质层。

有的病菌可分泌角质酶，通过水解寄主的角质层，侵入体内。有许多的化合物可抑制角质酶的作用。如 *alcisepropyl fluoro phosphate* 具有这种作用，但本身都是剧毒的。许多防病，治病的农药，并非都是由于杀死病菌而起防病治病作用。在体外培养时，有的并不抑制病菌的生长，但是这些药剂可活化植物内的某种抗病机制，而最终具有防病治病作用。

自然条件下，在叶表存在许多微生物。他们可阻止病菌的侵染。微生物的存在，可打破原有环境状况；或堵塞入侵的孔口；有的可产生抗生物质，抑制病害。有的真菌、细菌在寄主组织内产生的抗生物质，随水扩散到叶表，从而抑制病菌的侵入。

在生物进化过程中，安排了多种因素来阻止病菌的侵入。植物的表皮组织存在一些不利于病菌发展的结构化合物。如马铃薯、胡萝卜的皮，含有抑制性物质—木栓质，其他植物的茎和根部也有木栓质，另外表皮刚毛也有不同程度的角质化。

另外，植物具有对传染媒介有毒性的物质。有的细菌、病毒，个别的真菌以昆虫为媒介，如植物对此昆虫具有抗性作用，那么也就可以防止病菌的传播。因此在分析植物的抗性时，应全面地进行考虑。这就要求我们必须彻底了解植物的生物学特性，包括寄主、病原以及传播媒介之间复杂的相互关系。

第二讲 侵染和发病的物理的和化学的障碍物

一、角质、蜡质

植物叶表往往是病原存在的地方。叶子最外层是蜡质层，蜡质的多少因植物而异。蜡质的结构成分是复杂的，多种多样的，包括长链脂肪酸的脂类以及由长链脂肪酸与分枝链的醇化合而成的脂类。蜡质内也含有游离的长链脂肪酸，游离的长链醇类、醛类、酮类和碳氢化合物。因此，蜡质层是多成份的化合物。蜡质在叶片上分布不均匀，经常呈不平的波状分布。它的作用，一方面是防止水分从叶表损失，另一方面是防止一些生物体和物质附着在叶片上，同时阻止其钻入叶内。蜡质是亲脂性的，易与亲水化合物发生斥水反应。因此接种的孢子悬液易于流失。

蜡质下为角质。它是羟基脂肪酸的聚合物，当一个脂肪酸与另一个脂肪酸酯化时，化合物的分子链间形成含氧链，在含氧链上可能有过氧化氢。另外角质内可能含有环氧衍生物和酚类化合物。角质层往下还有一层多环化合物。包括蜡质在内整个这一层称之为角质层。所以一种病原菌要能侵入带有角质层的叶片，必须通过这一亲脂层。

二、栓质 (Suberin)

叶片的另一类高分子化合物称之为栓质。通常在叶面找不到栓质化合物，但是，我们在植物的根、茎、树干和一些植物的块茎等表皮组织上可以找到。如在马铃薯块茎的薯皮上。栓质和角质很相似，同样也是羟基脂肪酸的聚合物，也是通过酯链连结在一起，在链上可能有过氧化氢，环氧衍生物 (epoxides) 以及酚类化合物。在栓质和角质之间在结构上也有一定的差异 (表1)。

有人认为，真菌的侵染丝穿透角质层是通过机械的压力。如果是这样，那么需要具备什么样的条件？侵染丝要侵入角质层。首先附着胞要很紧密地附着在叶面上。事实正是这样。附着胞能产生糖蛋白，使附着胞紧密地粘着在叶面上。这样，附着胞才有条件把侵染丝压入叶内，不致由于反作用力使自己被顶起来。试验证明，有的菌能穿过很薄的金属铂的膜。但在整个侵入过程中，机械压力仅是一个方面。最近发现真菌能产生酶，把栓质在酯键部位上加以水解。这种酶称之为角脂酶，是一种很特殊的脂酶类。在角脂酶的催化下，角脂被降解，生成羟基脂肪酸，也可产生短链脂肪酸、醛类、环氧酸及较少的酚类化合物。在这种情况下，通过角脂酶的作用就可以裂解大分子的聚合物。因而菌丝产生的侵染丝就会侵入进去。病原菌虽然侵入进去了，但分解过程中也会产生的一些化合物，对真菌本身可能是有毒的。病原菌最后能真正侵染植物的，要求能解毒，或对这些有毒物质不敏感。如环氧酸化合物对真菌是特别有毒的。有的病原菌能产生环氧酸水解酶，把环氧酸变成羟基脂肪酸（毒性较低），起到解毒作用。这些角脂的水解产物对植物来说是有毒的。在自然界这些有毒物质往往以聚合物存在。这时是不活跃的，只在微生物的侵染点附近才水解力对植物有毒的化合物。以上过程对栓质来说也是如此。到目前为止，还没有人能分离出分解栓质的栓质酶。但是已知道有些微生物确实可分泌一些酶。这些酶能分解栓质内酚类化合物的一些键，而使酚类化合物失毒。栓质是亲脂性的物质，具有防止微生物入侵的作用。如果把一个马铃薯块茎放入含有大量马铃薯晚疫病菌孢子的悬浮液中，很少感染。因薯皮内有栓质的和酚类化合物。如在薯块上扎上许多小孔，再

表1 角质木栓成分比较

单质 (Monomer)	Cutin (角质)	Suberin (栓质)
二羧酸 (dicarboxylic acids)	次要	主要
长链中被替换的酸 (in-chain Substituted acids)	主要	次要
酚 类 (phenolics)	低	高
长链酸 (C — C) (Very long Chain acids)	很少	较多
更长链的酸 (Very long acids)	很少	较多

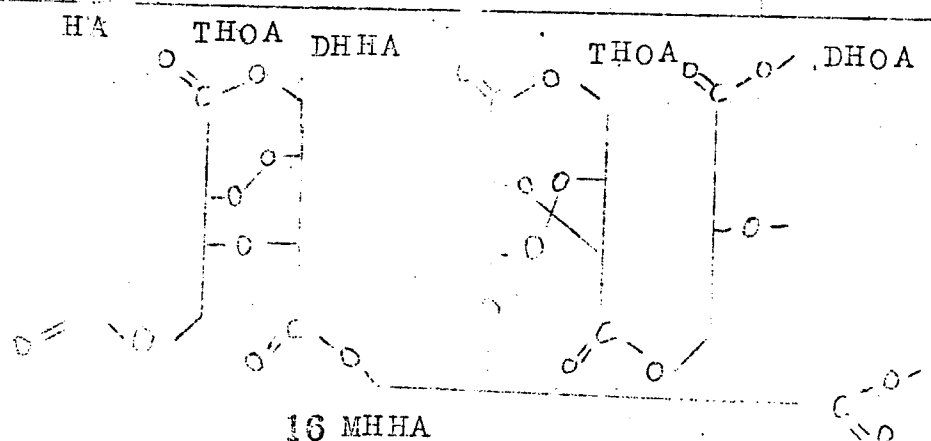


图4：栓质部分的有代表性的结构

放入孢子悬浮液中，就可严重感病。

三、木质素 (Lignin)

有些植物组织呈高度木质化。许多植物维管束组织含有木质素。树木含有大量木质素。植物木质化的重要作用是植物在受到损伤时，在微生物侵染部位迅速产生木质素。木质素的形成，在抗性机制中具有很重要的作用。

木质素是酚类化合物的聚合物，在结构上多种多样。事实上，目前还并不知道木质素的真正结构。

在木质素的生物合成中，可能的化学反应首先是酚类化合物的合成。

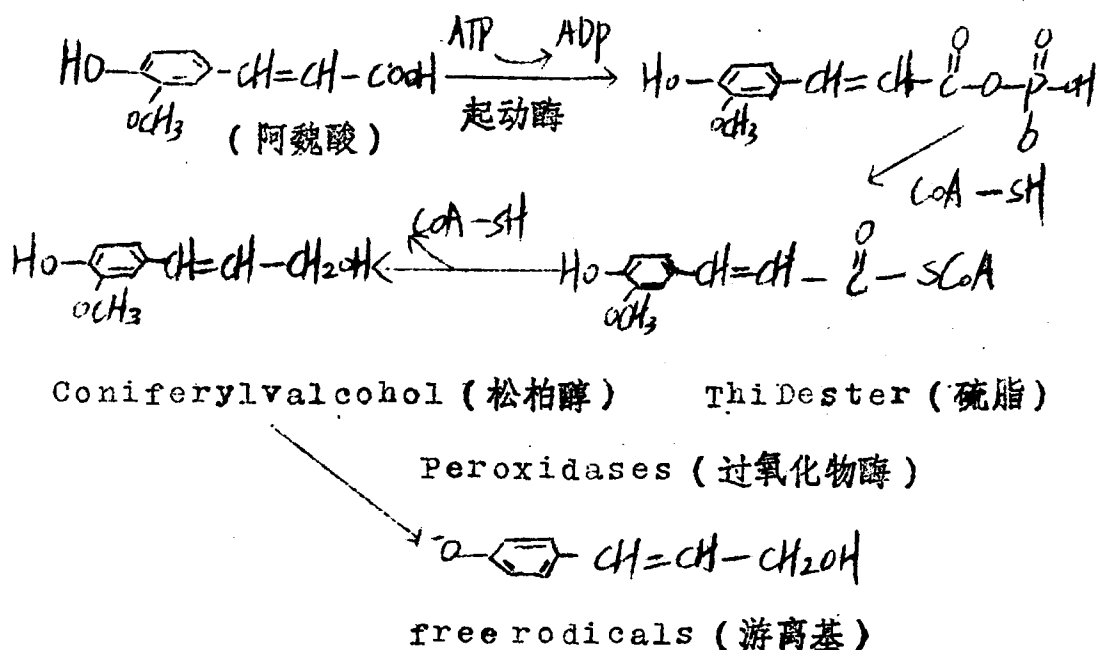


图5木质素的合成过程